

거미(*Nephila clavata* L. Koch) 견사선 분비관에서의 큐티클 전구체 생성에 관한 연구

문 명 진

Study on Production of Cuticle Precursor within Silk Gland Duct of the Spider, *Nephila clavata* L. Koch

Moon, Myung Jin
(Received August 24, 1995)

ABSTRACT

Ultrastructural aspects on the production of the duct cuticle and formation of cuticular precursors within silk glands of the orb web spider, *Nephila clavata* L. Koch(Araneae: Araneidae), were studied using transmission electron microscope. Four kinds of silk glands(ampullate glands, tubuliform glands, flageliform glands, and aggregate glands), which connected with large spinning tubes(spigots) of the spinnerets, were examined and discussed in terms of cuticle precursor production.

Inner cuticular intima which composed of three layers of cuticles-subcuticle, endocuticle and exocuticle- were commonly originated from duct epithelial cells surrounding the cuticle. The morphology and internal textures of each cuticle precursors were very diverse according to the types of silk glands. However several common features were observed. These cuticle precursors were first produced from the rough endoplasmic reticulum and next concentration was accomplished through the Golgi complex. After this step, cuticle precursors were released to the cuticle layer as a form of secretory granule by the mechanism of merocrine secretion commonly.

Key words: Production, Duct cuticle, Silk gland, Spider

서 론

거미의 견사선(silk glands)은 종류가 매우 다양하고, 각 견사선에서는 용도가 서로 다른 실들이 분비되는 것으

로 알려져 있다(Kovoor, 1986, '87). 그러나 견사선의 종류에 관계없이 모든 견사선의 선분비부에 액체 상태로 간직된 견사 물질은 견사 분비관을 통과하는 과정에서 수분이 제거되어 고체 상태의 실로 변형되는 공통점을 가

지고 있는데(Peakall, 1966, '69), 이러한 변형 과정에는 분비관의 내부에 형성된 큐티클층의 역할이 큰 것으로 보고되고 있다(Bell and Peakall, 1969; Tillinghast *et al.*, 1984).

특히, 둥근그물을 치는 왕거미과의 거미들은 먹이를 잡기 위해 매일 막대한 양의 실을 분비하게 되고, 이에 따라 견사선 분비관의 큐티클층도 지속적으로 생성, 보충되어야 할 것으로 추측되나, 견사 분비관의 구조만이 몇몇 종을 대상으로 밝혀져 있을 뿐(Kovoor and Zylberberg, 1979, '80; Hadley, 1981; Moon *et al.*, 1988; Moon and Kim, 1989a, '89b, '89c, '91), 큐티클층의 형성과 큐티클 전구체의 생성에 대해서는 현재까지 거의 보고된 바가 없는 실정이다.

따라서 본 연구는 견사선의 종류가 다양하고, 그 기능이 비교적 잘 밝혀져 있는(Moon and Kim, 1988) 왕거미과 무당왕거미속의 무당거미(*Nephila clavata* L. Koch) 자성 성체를 실험 재료로 하여 대토사관(spigot)을 통해 개구된 대형 견사선인 병상선, 관상선, 편상선, 수상선 등의 분비관을 고배율의 투과형 전자현미경으로 관찰한 후, 견사선 분비관의 큐티클이 형성되는 과정과 큐티클 전구체가 세포내에서 생성되는 과정을 미세구조적인 측면에서 논의하였다.

재료 및 방법

10월중 야외에서 채집한 무당거미(*Nephila clavata* L. Koch) 자성 성체를 이산화탄소로 처리하여 마취시킨 다음, 160mM NaCl, 7.5mM KCl, 4mM CaCl₂, 1mM MgCl₂, 4mM NaHCO₃, 20mM glucose 등이 함유된 거미 Ringer 용액(pH 7.4, Groome *et al.*, 1991) 속에서 해부하여 복강속의 각 견사선들을 종류별로 적출하여 2.5% paraformaldehyde-glutaraldehyde(4°C, phosphate buffer, pH 7.4)로 2시간 전고정(prefixation)한 후, 완충 용액(4°C, phosphate buffer, pH 7.4)으로 10분간 3회 세척하였으며, 이어서 1% OsO₄(4°C, phosphate buffer, pH 7.4)로 2시간 후고정(postfixation)하였다.

고정이 끝난 재료는 동일 완충 용액으로 수회 세척한 후, ethanol농도 상승순으로 탈수하였으며, propylene oxide로 치환하여 Epone-Araldite 혼합액에 포매하였

다. 포매된 조직은 LKB-2088 ultramicrotome으로 절편을 제작하여 먼저 1% borax에 녹인 1% toluidine blue로 hot plate 위에서 염색한 다음, 광학현미경으로 관찰하였으며, 이어서 초박절편을 제작하여 copper grid에 부착시킨 다음, uranyl acetate와 lead citrate로 이중 염색하여 JEOL 100CX-II 형 투과 전자현미경으로 80kV에서 관찰하였다.

결 과

병상선(ampullate gland)은 무당거미의 체내에 존재하는 견사선들 중에서 가장 큰 종류로서 큐티클층은 내강으로부터 외큐티클(exocuticle), 내큐티클(endocuticle), 하큐티클(subcuticle)의 차례로 세 층이 배열되어 있었다. 방적돌기의 토사관과 연결된 원위부의 분비관에는 특징적으로 하큐티클층이 발달되어 있었고, 큐티클층을 둘러싼 분비관의 상피는 전형적인 원주상의 세포로 이루어져 있었다. 내큐티클층은 하큐티클층에 비해 전자밀도가 높았고, 수지상의 돌기가 하큐티클층을 향해 뻗고 있었으며, 하큐티클층에는 미세한 섬유상의 구조가 거저막과 평행하게 배열되어 있었다(Fig. 1).

반면에 근위부의 분비관에서는 원위부에서 관찰되었던 하큐티클층이 소실되었고, 상피도 입방형이나 편평형의 세포로 변형되어 있었다. 큐티클층에는 외큐티클층이 발달되어 있었고, 내큐티클층에는 전자밀도가 비교적 높고 소포가 있는 명대(vesicular portion)와 전자밀도가 낮고 균일한 물질이 함유된 암대(electron lucent portion)가 마치 황문처럼 교대로 배열되어 있었다(Fig. 2). 공통적으로 상피세포의 내강면에는 매우 길고 불규칙한 미세융모(microvilli)가 형성되어 있었고, 이들 미세융모가 큐티클층과 접하는 부분에서는 상피세포로부터 분비된 미세한 섬유상의 물질이 하큐티클층에 축적되는 현상이 관찰되었다(Figs. 1, 2).

큐티클 전구물질의 생성에 관여하는 분비관 상피세포의 핵은 거저부에 위치하고 있었으며, 핵막의 함입이 심하고 이질염색질이 핵막의 주변부에 분포하였다. 세포질 내부에는 한계막이 뚜렷한 큰 분비과립들이 형성되어 있었는데, 이들은 핵 주변부에 발달된 조면소포체로부터 생성되어 큐티클층으로 이동하는 것으로 관찰되었다(Fig. 3). 또한 성숙된 분비과립의 내부에서는 미세한

섬유상 구조가 관찰되었는데, 이 물질은 상피세포의 세포질에서 섬유상의 내부 구조를 가진 과립의 형태로 합성되어 내강쪽으로 방출되었으며, 세포질 내에 잘 발달되어 있는 조면소포체와 골지복합체를 통해 형성되는 것으로 확인되었다(Fig. 4).

상피세포와의 경계부에서는 전자밀도가 매우 높은 섬유상의 물질이 큐티클층을 따라 내강면에 평행하게 분포되어 있었고, 이들은 미세용모의 사이를 통해 상피세포로부터 큐티클층으로 운반되는 것으로 관찰되었다(Fig. 5). 그리고 이 부위에서는 전자밀도가 낮은 과립상의 물질이 미세용모가 형성된 상피세포의 원형질막으로부터 치밀한 섬유성물질을 통과하여 큐티클층쪽으로 이동된 후, 내큐티클층의 암대에 축적되는 현상이 관찰되었다(Fig. 6).

무당거미의 관상선(tubuliform gland)은 암컷에서만 관찰되는 세쌍의 대형 견사선으로서, 분비관의 큐티클층은 명대와 암대가 주기적으로 배열된 격자상의 구조를 이루고 있었다. 특히 상피의 내강면에는 전자밀도가 낮은 구형의 분비과립이 집적되어 있었고, 미세용모가 형성된 부위에서는 큐티클 전구물질이 이동되는 현상도 확인되었다. 분비관이 선분비부와 연결되는 부분의 큐티클층은 매우 비후되어 있었고, 상피세포내 큐티클 전구물질의 생성도 매우 활발하여, 작은 소포들이 큐티클층으로 이동하는 현상이 관찰되었다(Fig. 7).

내강부로 이동된 이들 소포는 서로 융합된 후, 보다 큰 소포를 형성하였으며, 암대를 이루는 과립과 유사한 형태로 변형된 다음, 큐티클층에 집적되었다. 특히 상피세포의 세포질에는 큐티클 전구물질의 생성과 관련된 골지복합체가 발달되어 있었고, 미세소관(microtubule)이 세포의 장축방향을 따라서 분포되어 있었다(Fig. 8).

편상선(flagelliform gland)의 분비관은 병상선과 마찬가지로 두 부분에서 골곡되어 세 겹으로 중첩되어 있었다. 외큐티클층의 발달은 미약하였고, 내큐티클층은 과립상의 물질을 함유하여 전자밀도가 높았으며, 하큐티클층은 미세한 섬유상의 물질로 이루어져 있었다. 하큐티클층과 접해 있는 상피세포의 내강부 원형질 막에는 다른 종류의 견사선들에 비해 가늘고 불규칙한 형태의 미세용모가 형성되어 있었다(Fig. 9). 상피 세포의 장축 방향을 따라서 많은 미세소관이 관찰되었고, 세장된 미토콘드리아와 큐티클 전구체 생성에 관여하는 골지복합체가

잘 발달되어 있음이 확인되었다(Fig. 10).

수상선(aggregate gland)은 점착력을 가진 액체 상태의 물질을 분비하는 대형의 견사선으로서 분비관은 짧고 굵은 관으로 되어 있었고, 외벽에는 많은 결절(nodule)이 부착되어 있었다. 기저부에 위치한 하큐티클층은 전자밀도가 낮고 균일한 섬유상의 물질로 이루어져 있었으며, 상피세포의 미세용모가 이 층과 연결되어 있었다. 중간부의 내큐티클층은 그 형태적 특징에 따라서 다시 세 층으로 구분되었는데, 전자밀도가 극히 높은 물질이 집적되어 있는 층과, 대체로 균일한 밴드의 형태로 관찰되는 층, 그리고 내강쪽으로 사상의 물질이 동심원상으로 배열되어 있는 층 등이 관찰되었다. 가장 안쪽의 외큐티클층은 다른 큐티클층에 비해 그 두께가 매우 얇았고, 전자밀도도 매우 높게 관찰되었다(Fig. 11).

상피세포의 내강쪽 세포질에는 미세한 과립이 다수 집적되어 있었으며, 전자밀도가 높은 과립상의 분비물질이 미세용모의 사이를 통해 큐티클층으로 이동하는 현상도 흔히 관찰되었다. 이들은 한결의 원형질막으로 둘러싸여 외포 작용(exocytosis)에 의해 큐티클층으로 운반되었으며, 내큐티클층 상부의 구성물질과 동일한 형태적 특성을 지니고 있었다. 미세용모의 주변에서는 이 물질외에도 상피세포의 기저부 세포질로부터 이동된 작은 과립들의 수송현상도 관찰되었다(Fig. 12).

고 찰

거미의 견사선은 종에 따라 그 종류가 매우 다양하지만, 병상선, 이상선, 포도상선과 같은 세 종류의 견사선은 거의 모든 종에서 관찰되고 있다(Kovoor, 1987). 특히 견사선의 기능이 가장 분화되어 있는 왕거미과의 거미들은 포획사(capture thread)를 만드는 수상선과 편상선을 추가로 가지고 있으며(Sekiguchi, 1952; Peter, 1984, '87), 이들 외에도 알그물을 만들기 위한 관상선이 암컷에만 존재하는 것으로 보고되고 있다(Lopez *et al.*, 1985).

본 실험에 사용된 무당거미 암컷이 가진 여섯 종류의 견사선(Moon and Kim, 1988) 중에서 실의 분비량이 많고 큐티클층의 발달이 현저한 네 종류의 대형 견사선을 대상으로 관찰한 결과, 선분비부가 긴 병상선과 편상선의 분비관은 두 부분에서 골곡되어 세 겹으로 겹쳐진 매

우 긴 구조로 되어 있었고, 펼쳐진 분비관의 길이는 분비관에서부터 개구부인 방적돌기까지의 거리에 비해 적어도 세 배이상 신장되어 있음이 확인되었다. 이처럼 병상선과 편상선이 특히 긴 분비관을 가지고 있는 본질적인 이유에 대해서는 강하고 질긴 섬유를 생성하기 위한 장치라는 의견이 지배적인데(Peakall, 1966, '69; Tillinghast and Townley, 1986, '87), 자신의 무게를 지탱하거나, 포획되는 먹이의 가속도를 완충시키는 강하고 탄력성이 있는 실이 병상선과 편상선에서부터 만들어 진다는 보고(Moon *et al.*, 1988; Moon and Kim, 1989b, '91)로 미루어 쉽게 짐작할 수 있다.

Bell과 Peakall(1969)도 병상선의 분비관이 단지 수송의 기능만을 수행하기 위한 장치로서는 너무 긴 구조로 되어 있음을 언급하고, 분비관 내에서는 액체 상태의 견사 전구물질을 저장하는 기능과 액체상의 견사물질을 고체상의 섬유로 변형시키기 위한 분자 구조의 재배열 기능이 있음을 시사하였다. 그리고 이러한 변형은 액체 상태의 견사 단백질이 가늘고 긴 분비관을 통과하는 과정에서 수분이 소실됨으로써 이루어지는데, 현재 변형이 일어나는 정확한 부위는 알려져 있지 않고, 분비관의 원위부가 연결되는 방적돌기의 기부와 토사관의 사이에서 일어날 것으로 추측되고 있는 바(Wilson, 1962a, '62b), 분비관의 원위부에 수분의 흡수와 관련된 구조인 하큐티클층이 발달되어 있고, 또한 이 부위의 상피세포가 전형적인 흡수세포의 특징을 가지고 있다는 점등으로 미루어 주된 변형과정은 분비관의 원위부에서 일어날 것으로 생각된다.

본 실험에서 관찰된 결과, 무당거미 각 견사선의 분비관에는 공통적으로 큐티클층이 형성되어 있었고, 그 두께도 근위부에 비해 원위부쪽이 더욱 비후되어 있었다. 고배율로 확대한 전자현미경 상에서 내강쪽의 외큐티클층과 내큐티클층의 두께는 분비관의 모든 부분에서 거의 동일하였으나, 하큐티클층은 원위부에만 매우 두껍게 형성되어 있었고 근위부에서는 거의 소실되어 있었다. 특히 토사관과 연결되는 원위단에서 하큐티클층이 가장 비후되어 있는 것으로 미루어, 견사물질의 변형이 일어나는 부위가 분비관의 원위부임을 확인할 수 있었다.

보고된 바에 의하면 선분비부 속에 액체상태로 함유된 단백질의 분자량은 약 30,000dalton정도이나, 분비관을 통과하여 고체상의 섬유로 변형된 단백질은 약 200,000

~300,000 정도의 분자량을 가지게 되는데, 이러한 분자량 증가현상은 단백질 중합 효소(polymerase)에 의한 중합 반응(polymerization)의 결과로서 일어나게 되며, 효소는 주로 분비관의 근위부에서 분비된다고 하였다(Bell and Peakall, 1969). 무당거미의 각 견사선의 미세구조를 관찰한 결과에서도 분비관이 선분비부와 연결되는 이행부의 큐티클층이 매우 비후되어 있음을 볼 수 있는데, 이러한 구조는 팽대된 분비관속에 간직된 다량의 분비물이 좁은 분비관을 통해 일시에 방출되는 과정에서 발생하는 내부의 압력을 견디내기 위한 구조로 생각되며, 분비관의 근위부 상피세포내에 함유된 구형의 분비과립이 견사선의 다른 부분에서는 관찰되지 않는 이질적인 과립인 것으로 미루어, 이 부분에서 단백질 중합효소가 방출될 것으로 추측된다.

각 견사분비관의 큐티클 전구물질은 견사선의 종류와 구성하는 큐티클의 성분에 따라 다양한 형태로 관찰되나, 공통적으로 단층의 분비관 상피세포로부터 분비과립의 형태로 생성되었으며, 부분 분비(merocrine secretion) 기작에 의해 내강부로 방출되었다. 병상선의 분비관이 선분비부와 연결되는 부위에서 이출 분비(apocrine secretion)에 의한 분비 물질이 관찰된 바 있으나(Moon *et al.*, 1988), 이 물질이 진정한 큐티클 전구체인지의 여부는 확인되지 않은 상태이다. 그러나 견사 합성과 관련된 거의 대부분의 선세포들이 전형적인 부분 분비의 기작에 의해 분비물을 방출한다는 보고들(Moon and Kim, 1989b, '89c, '91)로 미루어 부분 분비가 큐티클 형성에 가장 적합한 분비 방식임을 확인할 수 있었다.

또한 상피세포의 세포질내에 형성된 분비 과립은 주로 큐티클 전구체로서 기저부에서 생성되어 내강부의 큐티클 생성에 관여하는 것으로 관찰되었고, 큐티클의 생성 반응은 큐티클층이 두터운 원위부쪽이 근위부쪽에 비해 더욱 활발하였는데, 분비관의 상피도 원위부의 것이 근위부에 비해 몇 배이상 긴 원주형의 세포로 이루어져 있는 것으로 보아, 상피세포의 발달 정도와 비례하고 있음을 알 수 있었다. 그리고 상피세포 내에서 큐티클 전구물질이 생성되는 과정에는 공통적으로 조면 소포체와 골지 복합체가 관련되어 있음이 무당거미 각 견사선의 분비관에서 공통적으로 관찰되었는데, 조면 소포체에서 이미 분비할 준비가 완료된 상태로 합성되고, 골지 복합체를 통한 더 이상의 농축 과정이 필요없는 것으로 알려진(Bell

and Peakall, 1969) 선분비부의 전자 생성과정과는 서로 다른 경로를 거쳐 큐티클이 생성됨을 확인할 수 있었다.

분비관에 형성된 큐티클층은 기본적으로 하큐티클, 내큐티클, 외큐티클의 세 층으로 이루어져 있었고, 이 중에서 내큐티클층과 외큐티클층은 분비관의 전체 부위에 걸쳐 거의 동일한 두께를 유지하고 있었으나, 수분의 흡수와 관련된 하큐티클층의 경우 토사관과 연결된 원위부의 분비관에서는 매우 비후되어 있는 반면, 근위부쪽으로 갈수록 감소되어 선분비부와 연결된 근위단에서는 완전히 소실되어 있었다. 또한 명대와 암대의 규칙적 배열에 의해 이루어진 내큐티클층은 분비 과립의 직접적인 이동에 의해 형성되는 반면, 하큐티클층의 전구체는 분비 과립이 미세한 섬유상으로 변형된 후, 축적되는 점으로 미루어 동일 상피세포내에서 여러 종류의 큐티클 전구 물질이 생성될 수 있으며, 큐티클의 종류에 따라 세포내 생성반응도 상이하다는 사실이 확인되었다.

결 론

거미류 전사선 분비관에 형성된 큐티클의 전구체가 생성되는 과정을 규명하기 위하여 무당거미(*Nephila clavata* L. Koch)의 병상선 관상선, 편상선 및 수상선 등의 전사선을 전자현미경으로 관찰하였다.

분비관에 분포된 큐티클은 주로 내큐티클(endocuticle)과 외큐티클(exocuticle)의 두 층으로 이루어져 있었으나, 분비관의 개구부 주변에서는 수분의 흡수와 관련된 하큐티클(subcuticle) 층도 발달되어 있음이 확인되었다. 이들 큐티클의 전구체는 모두 단층의 분비관 상피세포로부터 생성되었으며, 부분 분비(merocrine secretion) 현상에 의해 내강부로 이동, 축적되었다. 특히, 명대와 암대의 규칙적 배열을 형성한 내큐티클층과 전자 밀도가 낮고 미세한 섬유상 구조를 보이는 하큐티클층의 전구체들은 핵 주변부에 발달된 조면 소포체로부터 생성된 후, 골지 복합체를 거쳐 분비 과립의 형태로 방출되었으며, 전사선의 종류와 큐티클층에 따라 다양한 형태와 미세구조적 특징이 관찰되었다.

참 고 문 헌

Bell, A.L. and D.B. Peakall, 1969. Changes in

fine structure during silk protein production in the ampullate gland of the spider *Araneus sericatus*. J. Cell Biol. 42:284-295.

Groome, J.R., Townley, M.A. de Tschaschell, M. and Tillinghast, E.K., 1991. Detection and isolation of proctolin-like immunoreactivity in arachnids: possible cardioregulatory role for proctolin in the orb-weaving spiders *Argiope* and *Araneus*. J. Insect Physiol. 37:9-19.

Hadley, N.F., 1981. Fine structure of the cuticle of the black widow spider with reference to surface lipids. Tissue & cell 13:805-817.

Kovoor, J., 1986. L'appareil sericigene dans les genres *Nephila* Leach et *Nephilengys* Koch: anatomie microscopique, histochemie affinites d'autres Araneidae. Rev. Arachnol. 7:15-34.

Kovoor, J., 1987. Comparative structure and histochemistry of silk-producing organs in Arachnids. In: Nentwig, W.(ed) Ecobiology of Spiders. Springer-Verlag, Berlin, pp.159-186.

Kovoor, J. and L. Zylberberg, 1979. Ultrastructure du canal des glandes agregees et flagelliformes d'*Araneus diadematus*. Clerck(*Araneae*, *Araneidae*). Zoomorphology 92:217-239.

Kovoor, J. and L. Zylberberg, 1980. Fine structural aspects of silk secretion in a spider(*Araneus diadematus*). I. Elaboration in the pyriform glands. Tissue & cell 12:547-556.

Lopez, A., M.K. Stowe and J.C. Bonaric, 1985. Anatomie interne de l'"araignee a bolas" nordamericaine *Mastophora cornigera*(Hentz, 1850) (Araneae: Araneidae) apres sa sortie du cocon. Publ. Sci. Accel. 8:1-8.

Moon, M.J. and W.K. Kim, 1988. Distribution of the spinning apparatus and its fine structure of the orb web spider, *Nephila clavata* L. Koch. Korean Arachnol. 4:1-13.

Moon, M.J. and W.K. Kim, 1989a. Ultrastructure of the ampullate gland in the orb web spider, *Nephila clavata* L. Koch.(III) Excretory duct of the small ampullate gland. Korean J. Electron Microscopy 19:49-58.

Moon, M.J. and W.K. Kim, 1989b. Fine structural study on the capture thread-producing or-

- gans in *Nephila clavata* L. Koch(Araneae: Araneidae). (I) Aggregate glands. Korean J. Zool. 32:211-220.
- Moon, M.J. and W.K. Kim, 1989c. Ultrastructural study on the tubuliform glands in *Nephila clavata* L. Koch(Araneae: Araneidae). Korean Arachnol. 5:43-55.
- Moon, M.J. and W.K. Kim, 1991. Fine structural study on the capture thread-producing organs in *Nephila clavata* L. Koch(Araneae: Araneidae). (II) Flageliform glands. Korean J. Zool. 33:354-364.
- Moon, M.J., C.S. Kim and W.K. Kim, 1988. Ultrastructure of the ampullate gland in the orb web spider, *Nephila clavata* L. Koch.(I) Excretory duct of the large ampullate gland. Korean J. Electron Microscopy 18:93-106.
- Peakall, D.B., 1966. Regulation of protein production in the silk glands of spiders. Comp. Biochem. Physiol. 19:253-258.
- Peakall, D.B., 1969. Synthesis of silk, mechanism and location. Am. Zool. 9:71-79.
- Peter, H.M., 1984. The spinning apparatus of Uloboridae in relation to the structure and construction of capture thread(Arachida, Araneidae). Zoomorphology 104:96-104.
- Peter, H.M., 1987. Fine structure and function of capture threads. In: Nentwig, W.(ed) Ecobiology of Spiders. Springer-Verlag, Berlin, pp 187-202.
- Sekiguchi, K., 1952. On a new spinning gland found in geometric spiders and its function. Annot. Zool. Jpn. 25:394-399.
- Tillinghast, E.K., S.F. Chase, and M.A. Townley, 1984. Water extraction by the major ampullate duct during silk formation in the spider, *Argiope aurantia* Lucas. J. Insect Physiol. 30: 591-596.
- Tillinghast, E.K. and M. Townley, 1986. The independent regulation of protein synthesis in the major ampullate glands of *Araneus cavaticus* Keyserling. J. Insect Physiol. 32:117-123.
- Tillinghast, E.K. and M. Townley, 1987. Chemistry, physical properties, and synthesis of Araneidae orb webs. In: Nentwig, W.(ed) Ecobiology of Spiders. Springer-Verlag, Berlin, pp. 203-210.
- Wilson, R.S., 1962a. The structure of the dragline control valves in the garden spider. Q.J. Microsc. Sci. 103:549-555.
- Wilson, R.S., 1962b. The control of dragline spinning in the garden spider. Q.J. Microsc. Sci. 103: 557-571.

FIGURE LEGENDS

- Fig. 1.** Electron micrograph of the distal duct of the ampullate silk gland in the spider *Nephila clavata*. Cross sectioned duct region shows long, compact microvilli(MV) of simple columnar epithelium and three kinds of cuticules which are electron lucent subcuticle(SC), endocuticle(NC) and exocuticle(XC). ($\times 11,000$)
- Fig. 2.** Cuticle layer of proximal duct of the ampullate silk gland is composed of only two kinds of cuticules which are exocuticle(XC) and endocuticle. In the endocuticle, the vesicular portions(V) and electron lucent portions(L) are regularly arranged like the stripes. At the junctional portion between the epithelial microvilli(MV) and inner cuticle layer, electron dense fine-fibrous material(arrows) appeared. It seems that material is also originated from the basal epithelial cells. ($\times 16,000$)
- Fig. 3.** Electron micrograph of duct region of the ampullate silk gland in the spider, *Nephila clavata*. Cuticle precursors of this gland duct are first originated from rough endoplasmic reticula(ER) of the basal epithelial cells. This cell organell is well developed at the vicinity of nucleus. G: Golgi complex, SV: secretory vesicles. ($\times 4,000$)

- Fig. 4.** In apical cytoplasm of the epithelial cell, rough endoplasmic reticulum is scarcely observed, whereas Golgi complexes(G) are well developed. Near this cell organell, large secretory vesicles(SV) with fibrous inner material are seen.($\times 11,000$)
- Fig. 5.** Cuticular precursors of the proximal duct of the ampullate silk gland are actively synthesized within the cytoplasm of the epithelial cells. The morphology of secretory vesicles(SV) is changed as fine fibrillar structures(arrows) after extruding the apical plasma membrane. MV: microvilli of the epithelial cell.($\times 21,000$)
- Fig. 6.** Between the microvilli(MV) and inner cuticle layer(CU) of the proximal duct of the large ampullate gland, electron dense fibrous material(FM) and numerous secretory granules(SG) which accumulating to the vesicular portion(arrows) of the endocuticle are distributed.($\times 42,000$)
- Fig. 7.** Between the epithelial cells and inner cuticular intima of the tubuliform silk gland, two types of granules, both seem to be the cuticular precursors, are seen. One type(FM) has fine fibrous material within the granule, and the other has multivesicular structure(MB). It seems that vesicular portion(arrows) of the cuticle is originated from these multivesicular bodies.($\times 30,000$)
- Fig. 8.** Cuticle layer of the tubuliform silk gland is also characterized by presence of the vesicular(V) and electron lucent portions(L). At the proximal portion, cuticular precursors(arrows) are actively synthesized and released from the epithelial cells to cuticle layer.($\times 17,000$)
- Fig. 9.** Electron micrograph of duct cuticle(CU) of the flagelliform silk gland. A variety of secretory vesicles are originated from the same kind of epithelial cell. Note the electron dense granules(DG) and electron lucent fine fibrous material(FM) which related to production of duct precursors.($\times 32,000$)
- Fig. 10.** Along the long axis of the duct epithelial cell of the flagelliform silk gland, numerous microtubules(MT), Golgi complexes(G) and elongated mitochondria(M) are distributed. Duct precursors of this gland are also originated from the Golgi complexes.($\times 33,000$)
- Fig. 11.** Inner cuticle layer of the aggregate silk gland is composed of only two kinds of cuticles- endocuticle and exocuticle. The electron lucent subcuticle which had the function of water removal during silk production is not developed. Along the apical plasma membrane of the duct epithelial cell, highly developed septate junctions(SJ) appeared. Compare the electron densities of rod shaped secretory granules(SG) with that of cuticle material accumulated in the endocuticle layer(arrow). ($\times 18,000$)
- Fig. 12.** High magnification electron micrograph of the cuticle precursor of the aggregate silk gland. The electron dense secretory granule(SG) of duct cuticle is extruded through the apical plasma membrane of the epithelial cell as a form of rod shaped granule, and accumulated at the endocuticle layer.($\times 40,000$)











